Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 299—324	Bonn, November 1991

Brutpflegestrategien bei Belontiiden (Pisces, Anabantoidei)

Jörg Vierke

Abstract. Facts on spawn-protecting strategies on 27 Asiatic Labyrinthfish species (Family Belontiidae) are given and discussed. It is shown that species with a small number of eggs have bigger eggs and need more time for the development of the fry. Those species have developed reproductive strategies for increasing the chance of survival of the single descendant. The most important nine spawn-protecting strategies are presented: building of floating bubblenests (e. g. *Trichogaster*), hiding bubblenests and spawn (e. g. *Parosphromenus*), gathering the eggs into a compact pile (e. g. *Colisa chuna*), spawn clumps (e. g. *Trichopsis pumila*), forming pockets for the eggs by the bodies of the males (e. g. *Betta pugnax*) or by the pectoral fins of the females (e. g. *Betta bellica*), oral egg-brooding (e. g. *Betta picta*), mothers stand in for fathers' offspring care (e. g. *Betta splendens*), long-term care of young (*Belontia signata*), bigger females (e. g. *Trichopsis pumila*). In the family Belontiidae oral-brooding species typically live in running water. This strategy is (contrary to cichlids) not only necessary for hiding the offspring from predators, but also for preventing to be carried off. As convergent development several strategies of the same kind can be observed in different genera. Spawn-protecting strategies alone are not suitable for reconstructing phylogenetic trees. Different spawn-protecting strategies can come together and increase the result. Several strategies appear in statu nascendi. First signs of mouthbrooding appear in nonoral-brooding belontiid species at least three times. Splitting of the genus *Betta* is refused. Instead, the following species-groups are suggested: *splendens*-group, *pugnax*-group and *macrostoma*-group. The two last named groups only contain mouthbrooders. The *splendens*-group contains bubblenest-builders, but also the mouthbrooder *Betta foerschi*. Beside this species there are two others with first signs of oral-brooding (*Betta splendens* and *Betta tussyae*).

Key words. Labyrinthfish, Pisces, Belontiidae, *Betta*, taxonomy, behaviour, sociobiology, broodcare, mouthbrooder, bubblenest, spawn-protecting strategies.

Einleitung

Etwa 23 % der Fischarten betreuen und versorgen ihre Brut. Das geschieht auf sehr unterschiedliche Weise. Die Effektivität ihrer Brutpflege ist abhängig von der Art und Intensität der Versorgung. Logischerweise kann in gleichbleibend großen Populationen im Mittel jedes Elternpaar im Laufe seines Lebens letztendlich nur durch zwei Nachkommen ersetzt werden. Somit gibt die Eizahl direkt Aufschluß über die Effizienz der Brutpflege.

Die Familie der Belontiidae ist mit 51 bekannten Arten gut überschaubar. Die zu den Labyrinthfischen gehörenden Tiere aus Süd- und Südostasien zeigen trotz ihrer vergleichsweise geringen Artenzahl eine Vielzahl hochdifferenzierter Verhaltensweisen aus dem Brutpflegebereich, vermutlich mehr, als man bei der zahlenmäßig weit stärkeren Familie der Cichliden (Buntbarsche) finden könnte. Alle Belontiiden sind ausnahmslos Brutpfleger: 23 Arten versorgen ihren Laich an der Wasseroberfläche, 11 in Höhlen, und 17 Arten sind Maulbrüter. Es gibt Übergänge zwischen allen diesen Gruppen, auch gattungsübergreifende Übergänge, die man als Konvergenzen zu deuten hat. Allein das Maulbrüten ist innerhalb der Belontiiden mindestens dreimal,

wahrscheinlicher jedoch fünf- oder sechsmal unabhängig voneinander entstanden.

Sinn meiner Darstellung ist es, die biologischen Hintergründe der verschiedenen Brutpflegestrategien und ihre Zusammenhänge zu zeigen. Es ist in diesem Rahmen jedoch nicht möglich, sie in allen Einzelheiten zu beschreiben. Ich hatte im Verlauf der letzten Jahre vielfach Gelegenheit, diese in verschiedenen Zeitschriftenaufsätzen ausführlich in Bild und Text zu dokumentieren.

Material und Methode

In den Tabellen 1 und 2 sind Brutpflegedaten von 27 der derzeit bekannten 51 Arten aufgeführt. Darüber hinaus habe ich weitere 8 Arten gehalten und 5 von ihnen im Aquarium gezüchtet. Nur die wenigsten Arten gehören zum Sortiment des Zoohandels. Viele habe ich erst nach jahrelanger Suche bei Zoohändlern, Aquarienliebhabern aus der „Internationalen Gemeinschaft für Labyrinthfische" oder durch eigene Nachsuche in ihren Heimatländern bekommen können. Oft waren es nur einzelne Paare. Die restlichen Arten sind nur ausnahmsweise oder noch nie lebend nach Europa gekommen. Leider ist es bei einigen Arten, die als Wildfänge leicht zu züchten sind, ausgesprochen schwer, wenn nicht unmöglich, sie in der F1-Generation weiterzuzüchten.

Die Fische wurden in Aquarien gehalten und zur Zucht in aller Regel paarweise in gut bepflanzten Becken angesetzt. Die Beleuchtungsdauer wurde über eine Schaltuhr geregelt und lag bei täglich 12 bis 13 Stunden. Die Becken enthielten außer Regelheizern keine weiteren technischen Apparate. Um die Tiere in Laichstimmung zu bringen, wurden sie ausgiebig mit lebendem Tümpelfutter ernährt. Einige Arten brauchten besonders weiches Wasser. Ich gewann es in der Regel durch Vermischen von Leitungswasser mit Regenwasser. Die ältesten Daten in den Tabellen 1 und 2 wurden vor über 15 Jahren ermittelt. Es war nur schwer möglich, die Bedingungen über die ganze Zeit hinweg einigermaßen konstant zu halten. Das betrifft die chemischen Parameter, Fütterung und manches mehr. Vor allem ließen jedoch die unterschiedlichen ökologischen Ansprüche der Arten nur in gewissen Grenzen Standardisierungen zu!

So gesehen müssen die Zahlenangaben als Näherungswerte genommen werden. Kurz nach der Eiabgabe nehmen die Eier Wasser auf. Nach spätestens 15 Minuten hat sich ihr Durchmesser auf ein endgültiges Maß erhöht. Erst dann wurde der Gesamtdurchmesser (mit Perivitellum) ausgemessen. Diese Daten sind offenbar auch vom Härtegrad des Wassers abhängig. Bei meinen Messungen lag er zwischen 6 und 14° dGH. Die in der Tabelle beim Eidurchmesser eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf das Ei ohne Perivitellum.

Die Schwierigkeiten, die Tiere zu erhalten, sie zur Fortpflanzung zu bringen und dabei zu beobachten, bedingten, daß es sich bei einigen hier vorgestellten Resultaten um Einzelergebnisse handelt. In einigen Fällen gelang es nur ein einziges Mal, die Tiere zur Fortpflanzung zu bringen. Eine statistische Absicherung vieler Werte ist daher nicht möglich. In der Regel wurden jedoch mindesten zwei verschiedene Elternpaare und deren Nachkommen untersucht. Aus jedem Gelege wurden etwa 5 bis 10 Eier für die mikroskopische Vermessung entnommen. Diese Daten sowie die Schlupftermine waren vergleichsweise exakt zu ermitteln. Das Freischwimmen der Jungen kann sich individuell über einen längeren Zeitraum hinziehen, daher dort die relativ vagen Angaben.

Die Eizahl pro Gelege wurde so weit wie möglich ausgezählt. Bei vielen Arten war das jedoch nicht möglich, denn die Eier werden oft so in den Blasen eines Schaumnestes untergebracht, daß selbst das Schätzen schwer ist. Zumeist richtete ich mich beim Schätzen nach der Zahl der gerade freischwimmenden Larven. Am einfachsten könnte man die Eizahl ermitteln, wenn man ein laichreifes Weibchen seziert. Das ist in Einzelfällen geschehen, mußte wegen der Rarität vieler Fische aber unterbleiben. Auch sind solche Ergebnisse nur unter dem Vorbehalt mit den anderen Werten zu vergleichen, daß die Weibchen wirklich ihren gesamten Laichvorrat abgeben.

Den Schlupfdaten und den Daten zum Freischwimmen der Brut sind die jeweiligen Temperaturen, bei denen sie ermittel wurden, beigefügt. Daß gerade die Temperatur für die Beurteilung der Werte wichtig ist, können bei *Belontia signata* angestellte Vergleichsmessungen belegen.

Bei 28 ° C schlüpfen die Larven nach 30 Stunden, nach 70 Stunden sind ihre Augen voll ausgebildet, und nach etwa 90 Stunden nehmen sie ihre normale Körperlage ein, sie schwimmen frei. Bei einer Vergleichstemperatur von 22 ° C brauchen die Larven bis zum Schlüpfen 45 Stunden und die Augenentwicklung 115 Stunden. Das Freischwimmen erreichen bei solch niedrigen Temperaturen gehaltene Larven nicht.

Die gerade im Temperaturbereich wünschenswerte Standardisierung war nur in Grenzen möglich. Die Temperaturen lagen bis auf wenige Ausnahmen zwischen 25 und 28 ° C. Daß aber oft auch stark auseinanderfallende Werte aussagekräftig sein können, zeigt ein Vergleich der Daten von *Parosphromenus deissneri* und *P. nagyi*. Gerade die bei vergleichsweise hohen Temperaturen gezogenen *deissneri* brauchten wegen ihrer auffallend großen Eier trotz der eigentlich entwicklungsbeschleunigenden Temperatur deutlich längere Entwicklungszeiten als die *nagyi*.

Die Tabellen 1 und 2 enthalten nur Werte, die ich selbst ermittelt habe. Ich habe darauf verzichtet, Lücken durch Angaben aus der Literatur zu füllen, da sie teilweise je nach Beobachter sehr differieren. Wo es angebracht erschien, bin ich jedoch im Text auf solche Angaben eingegangen.

Ergebnisse

Im Bereich der Belontiiden kann man zwei Arten-Gruppen unterscheiden: die eine produziert und versorgt Eier und Larven, die leichter als Wasser sind (Schwimmeier-Typen), die andere schwerere Brut (Sinkeiertypen). Die evolutiven Zusammenhänge habe ich in einer früheren Arbeit dargelegt (Vierke 1975). Die Tabellen 1 und 2 führen, nach diesen beiden Gruppen gesondert, einige wichtige Parameter auf, die mit der Brutpflege zusammenhängen. Die Reihenfolge der Gattungen richtet sich in der Tabelle nach der mittleren Eigröße. Entsprechend habe ich innerhalb der jeweiligen Gattungen die einzelnen Arten angeordnet.

Schon ein erster Blick zeigt die Zusammenhänge zwischen Eigröße und der Entwicklungsgeschwindigkeit der Brut (Daten zum Schlupf und zum Freischwimmen). Größere Eier brauchen länger zur Entwicklung. Weibchen vergleichbarer Körpergröße können aus naheliegenden Gründen nur größere Eier produzieren, wenn das auf Kosten von deren Zahl geht. Da die Zahl der Eier andererseits ein Hinweis auf deren Gefährdung ist, müssen Arten mit geringeren Eizahlen ihre Brut besonders intensiv pflegen, sie haben spezielle Brutpflegestrategien entwickelt. Im Hinblick darauf, daß diese Strategien (im engeren Sinne) eher den seltenen und stark eingenischten Arten zuzuordnen sind, möchte ich nicht von fortschrittlicheren Strategien sprechen, jedoch von f o r t g e s c h r i t t e n e r e n.

Eine „Brutpflegestrategie" basiert auf genetisch fixiertem Verhalten, das das Überleben der Brut sichert, ebenso aber auch auf den damit zusammenhängenden körperlichen Strukturen (z. B. Bau der Mundhöhle bei den Maulbrütern). Im weiteren Sinn verfolgt jede brutpflegende Art erfolgreich eine Strategie. Auch die Erzeugung sehr vieler, vergleichsweise kleiner Eier ist natürlich eine erfolgreiche Strategie, das Überleben der Art wird dadurch gewährleistet. Am eindrucksvollsten wird das dadurch bewiesen, daß gerade die besonders häufig vorkommenden Arten (*Trichogaster*-Arten, die meisten *Colisa*-Arten) diese Strategie verfolgen. Als „Brutpflegestrategien im engeren Sinne" möchte ich hier jedoch evolutive Lösungen verstehen, die die Überlebenschancen des einzelnen Nachkommen vergrößern. Je geringer die Eizahl, desto erfolgreicher ist eine so verstandene Brutpflegestrategie.

Noch eine Anmerkung zu den Tabellen: die Anzahl der Eier pro Laichphase (das entspricht einem vollständigen „Gelege") ist natürlich nur ein Hinweis auf die Zahl

der Eier, die ein Weibchen im Verlauf seines Lebens erzeugt. Hier wären genauere Angaben darüber erwünscht, wie oft ein Weibchen durchschnittlich zur Brut kommt. Solche Werte wären im vorliegenden Zusammenhang aussagekräftiger. Hierzu wären aber umfangreiche Freilanduntersuchungen nötig, die auch auf längere Sicht nicht möglich sein werden.

Abb. 1 veranschaulicht die Beziehung zwischen Eidurchmesser und der Entwicklungszeit bis zum Schlupf, Abb. 2 zwischen Eidurchmesser und dem Datum des Freischwimmens der Brut. Man erkennt, daß es zwischen den Formen mit Schwimmeiern (Ziffern 1—9) und den Formen mit Sinkeiern (10—27) keinen grundsätzlichen Bruch gibt. Dagegen fällt auf, daß *Belontia signata* (9) in beiden Diagrammen herausfällt.

Formen mit Schwimmeiern

Ein Vergleich der erstangeführten Gattung (*Trichogaster*) und der letztangeführten (*Belontia*) zeigt, daß *Belontia* mit einem Zehntel der Eier auskommt, die die gleichgroßen *Trichogaster* erzeugen. Auch die *Trichogaster*-Arten, als die in dieser Hinsicht ursprünglichsten unter den Belontiiden, sind bereits fortgeschritten, wenn man sie mit den ebenfalls schaumnestbauenden asiatischen Buschfisch-Verwandten (*Ctenopoma*) aus der Familie Anabantidae vergleicht (Eigröße!). *Belontia signata* jedoch ist weit fortgeschrittener. Die Väter bauen nur noch ein rudimentäres Schaumnest und versorgen ihren Laich stattdessen haufenartig zusammengefaßt. In Notsituationen

Tabelle 1: Brutdaten für Belontiiden mit Schwimmeiern.

Art	Weibchen SL (mm)	Eizahl pro Laichphase	Ei ∅ in mm mit Eihülle (ohne Eihülle)	Schlupfzeit Std.	(° C)	Freischwimmen Tag	(° C)
1 *Trichogaster microlepsis* (Günther, 1861)	150	1000—4000	0,8 —0,9 (0,7 —0,8)	23—24	(31)	2.—3.	(30)
2 *T. trichopterus* (Pallas, 1777)	130	500—3000	0,85—0,9 (0,7)	22—24	(28)	2.—3.	(28)
3 *Colisa labiosa* (Day, 1878)	80	400— 600	0,7 —0,8	22	(29)	2.—3.	(25)
4 *C. lalia* (Hamilton-Buchanan, 1822)	50	300— 500	0,7 —0,9	24—30	(25)	2.—3.	(25)
5 *C. chuna* (Hamilton-Buchanan, 1822)	45	200— 300	0,85—1,0	24	(26)	3.	(30)
6 *Macropodus opercularis* (Linné, 1758)	80	300—1000	0,8 —1,0 (0,6)	28	(28)	3.—4.	(26)
7 *M. ocellatus* Cantor, 1842	70	200— 500	1,0 —1,1 (0,7 —0,9)	32—35	(25)	4.	(25)
8 *Belontia hasselti* (Cuvier, 1831)	180	—	1,35—1,6 (1,4 —1,5)	ca. 30	(27)	4.	(27)
9 *B. signata* (Günther, 1861)	135	100— 400	1,8	28—32	(28)	4.	(28)
zum Vergleich:							
Ctenopoma nanum Günther, 1896	65	—	0,6 —0,7	ca. 24	(24)	3.	(24)
C. fasciolatum (Boulenger, 1899)	70	—	0,7 —0,85 (0,5 —0,7)	26	(24)	3.	(24)

können sie ihn daher mit schnellen Schnappbewegungen ins Maul nehmen. Beide Eltern verteidigen nach dem Freischwimmen der Kleinen ein Revier an der Wasseroberfläche, in dem die Brut weitgehend geschützt heranwachsen kann. In den ersten Tagen nach dem Freischwimmen werden Jungtiere, die sich aus dem eigentlichen Nestbereich entfernen, vom Vater, vielfach aber auch von der Mutter, aufgeschnappt und im Revierzentrum wieder herausgelassen (Vierke 1976).

Die der gleichen Gattung angehörenden *B. hasselti* erzeugen etwas kleinere Eier. Damit korreliert eine höhere Eizahl: 100 bis 10 000(?) Eier nach Pfeiffer (1973), 500 bis 700 Jungfische nach Verfürth (1970). Die Brutpflege bei *hasselti* ist bisherigen Berichten zufolge alleinige Aufgabe des Männchens. Auch hier ist aber Klumpenbildung beobachtet worden (Verfürth 1970).

Tabelle 2: Brutdaten für Belontiiden mit Sinkeiern.

Art	Weibchen SL (mm)	Eizahl pro Laichphase	Ei ∅ in mm mit Eihülle (ohne Eihülle)	Schlupfzeit Std.	(° C)	Freischwimmen Tag	(° C)
10 *Pseudosphromenus dayi* (Köhler, 1908)	65	300–450	0,8 –1,0	30	(28)	3.	(26)
11 *P. cupanus* (Cuvier & Valenciennes, 1831)	70	300–420	1,0 –1,2	35	(25)	3.	(25)
12 *Trichopsis pumila* (Arnold, 1936)	45	100–300	0,8 –1,0	42–46	(27)	5.	(26)
13 *Malpulutta kretseri* Deraniyagala, 1937	45	50–150	1,1 –1,3	45	(26)	6.	(26)
14 *Parosphromenus filamentosus* Vierke 1981	30	40–130	1,2	48	(25)	6.	(26)
15 *P. nagyi* Schaller, 1985	30	40– 90	1,2 –1,4 (0,9 –1,1)	60	(24)	6.	(25)
16 *P. harveyi* Brown, 1987	30	40– 80	1,4 –1,5 (0,9 –1,0)	—	(25)	6.–8.	(25)
17 *P. deissneri* Bleeker, 1859	36	60–120	1,5 –1,8 (1,1 –1,3)	70	(28)	8.	(25)
18 *Betta splendens* Regan, 1910	50	200–400	1,0 –1,3 (0,8 –1,0)	32–35	(29)	4.	(27)
19 *B. imbellis* Ladiges, 1975	40	130–160	1,0 –1,3 (0,9)	34	(26)	4.	(27)
20 *B. smaragdina* Ladiges, 1972	60	200–300	1,1 –1,3	35–38	(27)	4.	(27)
21 *B. bellica* Sauvage, 1884	90	200–300	1,25–1,4 (1,0 –1,2)	32	(28)	4.–5.	(28)
22 *B. tussyae* Schaller, 1985	45	40– 60	1,2 –1,4 (1,0 –1,2)	45	(25)	5.	(25)
23 *B. unimaculata* (Popta, 1906)	100	30–100	—	—		9.–10.	(25)
24 *B. picta* (Cuvier & Valenciennes, 1846)	45	20– 60	1,5	—		9.–12.	(26)
25 *B. climacura* Vierke, 1988	90	ca. 200	1,6 –1,7	—		—	
26 *B. pugnax* (Cantor, 1850)	95	30–100	1,8 –2,0 (1,5 –1,8)	—		12.–15.	(25)
27 *B. taeniata* Regan, 1910	65	ca. 50	—	—		16.–17.	(25)

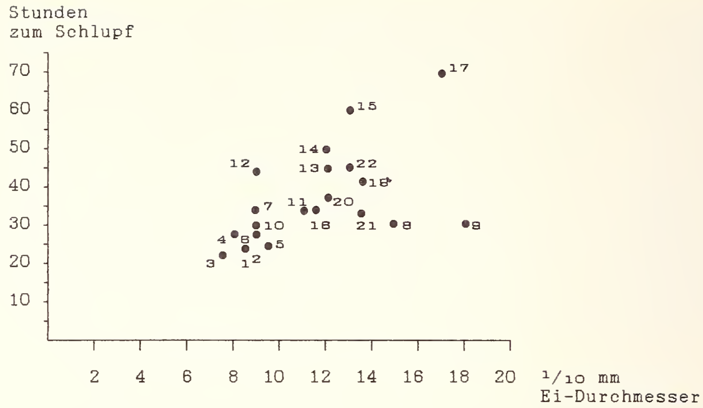


Abb. 1: Beziehung zwischen Eigröße und Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier (Mittelwerte). Die Zahlen beziehen sich auf die laufenden Nummern in der Tabelle.

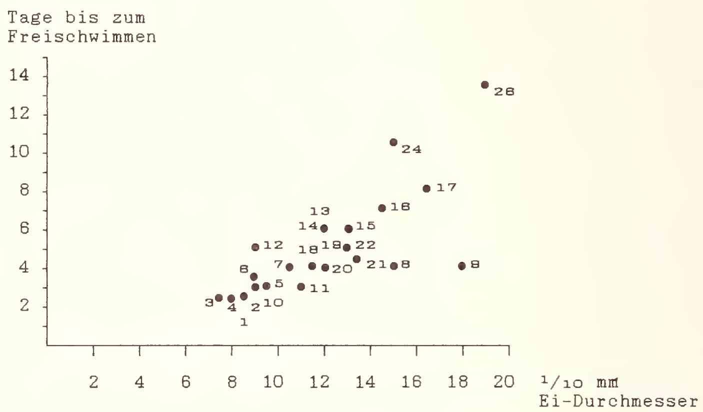


Abb. 2: Beziehungen zwischen Eigröße und dem Zeitpunkt des Freischwimmens (Werte gemittelt). Die Zahlen beziehen sich auf die laufenden Nummern in der Tabelle.

Innerhalb der beiden Gattungen *Macropodus* und *Colisa* findet man jeweils bei einer Art ebenfalls die Strategie des Klumpenbildens: die Väter von *M. ocellatus* (früher *Macropodus chinensis*) und *C. chuna* (*C. sota*) lassen bald nach dem Ablaichen das Schaumnest zerfallen und pflegen den Laich stattdessen in Haufen.

Formen mit Sinkeiern

Die Spitzschwanzmakropoden (*Pseudosphromenus*-Arten) lassen sich — ihrer stammesgeschichtlichen Verwandtschaft entsprechend — auch im Hinblick auf Eigröße und Entwicklungsdaten zwanglos an die *Macropodus*-Arten anfügen. Damit der im Schaumnest untergebrachte Laich dort verbleibt, wird er eingespeichelt und an die Schaumblasen geklebt. Die *Pseudosphromenus*-Eier unterscheiden sich von denen



Abb. 3: Ein *Belontia signata* Paar ist gleichermaßen am Laich interessiert. Hier erkennbare Strategien: Laichklumpenbildung, Elternfamilie.

der Makropoden kaum in der Größe und den Daten zur Entwicklung, hingegen geringfügig in der Zahl. Unterschiede bestehen in der Färbung (klar durchsichtige Schwimmeier, trübweiße Sinkeier) und im spezifischen Gewicht. Die Eier der Spitzschwanzmakropoden sind schwerer als Wasser. Die Eltern führen ein sehr verstecktes Leben und errichten ihr Schaumnest vorzugsweise (nicht immer!) in einer Höhle, in deren Schutz sie sich paaren. Bei *cupanus* scheint sich das Weibchen mehr als bei *dayi* am Einsammeln der Eier mitzubeteiligen.

Trichopsis pumila ist ebenfalls ein Versteckbrüter, aber spezialisierter. Das riskante Paarungsstadium dauert bei *pumila* nur ca. 2 sec. (zum Vergleich *Pseudosphromenus cupanus* 12 bis 20 sec.). Die Eier werden als Paket abgegeben, das das Männchen umgehend mit einer einzigen Schnappbewegung aufnimmt (Vierke 1983). Im Gegensatz dazu müssen alle anderen Schaumnestbauer mit Sinkeiern die einzeln zu Boden rieselnden Eier mühsam und zeitraubend aufsammeln (Ausnahme *Betta bellica*).

Die Arten der Gattung *Parosphromenus* (Prachtzwerggurami) und die monotypische Gattung *Malpulutta* stehen sich im Verhalten und vermutlich auch abstammungsmäßig sehr nahe. Ihre Angehörigen sind sehr kleinbleibende, heimlich lebende Versteckbrüter. Sie bauen kleine Schaumnester in das Innere von Höhlen. Zur Paarung werden die Weibchen wie auch bei den anderen Arten vom Männchen umschlungen. Jedoch kommt am Ende des Paarungsvorganges das Männchen U-förmig nach unten zu liegen, so daß es mit seinem Körper und der Afterflosse den Laich auffangen kann. Das Männchen verharrt in dieser Position, bis das Weibchen den Laich von seinem Körper abgelesen hat. Hier sind es vorwiegend die Weibchen, die den Laich zum Nest bringen und dort an die Schaumblasen heften.

Bei aller Ähnlichkeit im Ablauf des Paarungsverhaltens in beiden Gattungen kommt dem Beobachter *Malpulutta* ursprünglicher vor: die Rolle des Weibchens in der Höhle scheint nicht sehr gefestigt. Ausgeprägte Beschwichtigungsgesten sind nötig (Vierke 1977). Dagegen beziehen laichwillige *Parosphromenus*-Weibchen die Höhle schon vor dem Ablaichen. Es ist dann Aufgabe des Männchens zu werben und sich dem Weibchen zu nähern (Vierke 1990). Auch sinkt das zur Paarungsschlinge verknotete *Malpulutta*-Paar häufig zu Boden und setzt dort die Paarung fort (Vierke 1977). Bei *Parosphromenus*-Arten habe ich das nur ausnahmsweise beobachtet. Sie bleiben die ganze Zeit direkt unter dem Schaumnest. Ferner ist die Gesamtdauer der Paarung bei *Malpulutta* unverhältnismäßig lang. Die Zeit vom Beginn der Umschlingung bis zum Ende der Starre des Männchens liegt zwischen 45 und 51 Sekunden. Bei *Parosphromenus* wird nur etwa die Hälfte der Zeit benötigt.

Innerhalb der Gattung *Parosphromenus* findet man auffallende Unterschiede in der Eigröße und den Entwicklungsdaten. Bei *deissneri* sucht auch die schon seit mehreren Tagen freischwimmende Brut immer noch regelmäßig ihre damalige Bruthöhle und den Vater auf.

Die artenreiche Gattung *Betta* (Kampffische) ist durch eine besondere Vielseitigkeit im Hinblick auf Brutpflegestrategien ausgezeichnet. Hier gibt es Schaumnester, die sich von den Spitzschwanz-Makropoden *Pseudosphromenus* kaum unterscheiden. Alle schaumnestbauenden Bettas brüten jedoch ausnahmslos direkt an der Wasseroberfläche. Von *splendens* ist bekannt, daß die Männchen in Gefahrensituationen den Laich so weit wie möglich im Maul verstauen und mit ihm den akuten Gefahrenbereich verlassen (Vierke 1984c). Minuten später geben sie ihn wieder ab. Man kann dieses Verhalten bereits als Vorstufe des Maulbrütens auffassen. Auch nach dem Freischwimmen der Brut können die Väter ihre Brut durch Vibrieren ihrer Brustflossen herbeirufen, sie mit dem Maul aufschnappen und an sichere Plätze bringen (Kühme 1961). Alle Brutpflegehandlungen können auch von den Weibchen übernommen werden, doch ist das nicht die Regel (Vierke 1972a).

Der Schaumnestbauer *Betta bellica* besitzt als Zusatz-Strategie die schon bei den Schwimmeierformen beschriebene Laichklumpenbildung. Außerdem wird hier, im Gegensatz zu allen bisher bekannten Schaumnestbauern mit Sinkeiern, beim Ablaichen verhindert, daß die Eier zum Boden rieseln. Das Weibchen hält den Laich in einer Tasche zusammen, die es aus seinen Brustflossen bildet, und verharrt so lange in einem Starrezustand, bis das Männchen den Laich von hier aufgesammelt hat (Vierke 1985a, 1989a).

Interessant ist hier *Betta tussyae*, eine *B. coccina* sehr nahestehende Art. Sie ist unter allen bisher untersuchten Schaumnestbauern bei *Betta* die am weitesten fortgeschrittene. Die Daten zur Eizahl und -größe, zum Schlupf und zum Freischwimmen der Brut belegen dies. Bei *B. tussyae* wurden Männchen beobachtet, die Eier und Larven über mehrere Stunden hinweg im Maul pflegten (Neugebauer 1990).

Typische Maulbrüter pflegen die Eier und die Larven bis zu ihrer Selbständigkeit im Kehlsack des Vaters. Die Form mit der ursprünglichsten Strategie dürfte innerhalb der Maulbrüter die in der Tabelle nicht aufgeführte Art *B. foerschi* Vierke, 1979 sein. Die erst kürzlich bekanntgewordenen Beobachtungen zum Paarungsverhalten der Art (Schmidt & Linke 1990) lassen erkennen, daß es sich hier um einen evolutiv ganz jungen Maulbrüter handelt. Die Umschlingung erfolgt so wie bei den Schaumnest-

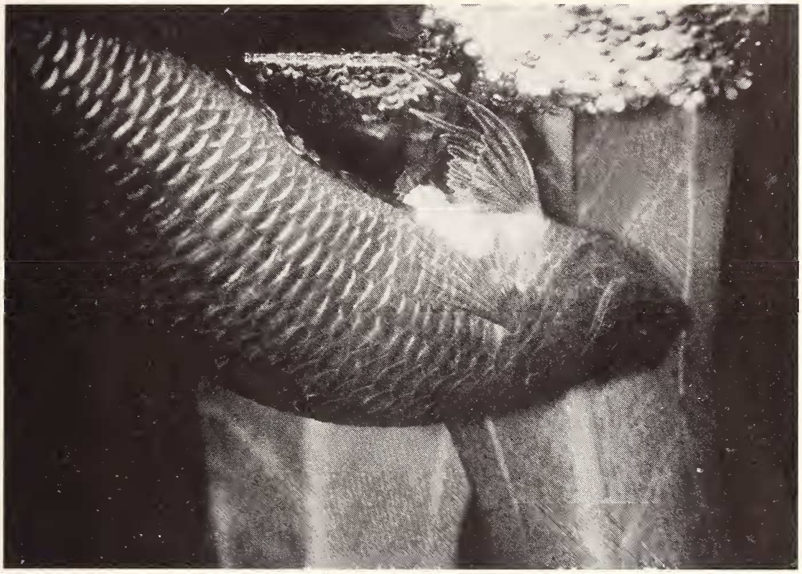


Abb. 4: Nach dem Ablaichen verharren die *Betta bellica* Weibchen in Rückenlage unter dem Nest und halten ihren gerade abgegebenen Laich mit ihren Brustflossen fest. Das Männchen kann ihn hier absammeln und dann im Nest deponieren.

bauern, jedoch sinkt das umschlungene Paar zu Boden. Bei der Eiablage fallen die Laichkörner neben die Fische. Das Männchen löst sich, wie sonst innerhalb der Bettas nur bei den Schaumnestbauern, zuerst aus der Paarungsstarre und sammelt den am Boden liegenden Laich ein. Gelegentlich hilft das Weibchen dabei, frißt aber offensichtlich auch einen Großteil der Laichkörner. Die Übergabe der restlichen Eier erfolgt indirekt. Das Weibchen spuckt den Laich in Richtung Wasseroberfläche, wie man es auch bei Schaumnestbauern beobachten kann (zum hier nicht mehr vorhandenen Schaumnest). Das Männchen sammelt die dann zu Boden rieselnden Eier auf. Nach 6 bis 10 Tagen Maulbrutpflege entläßt der Vater etwa 50 Junge.

Auch das Paarungsverhalten von *B. unimaculata* erscheint noch recht ursprünglich. Im Gegensatz zu *foerschi* kommt am Ende des Paarungsvorganges das Männchen jedoch U-förmig auf den Boden zu liegen. In die von seinem Körper gebildete Schale legt das immer noch vom Partner umklammerte Weibchen den Laich ab. Danach löst das Männchen seine Umklammerung, und das Weibchen begibt sich umgehend zur Wasseroberfläche, um Luft zu holen. Es kehrt erst nach geraumer Zeit wieder zum nächsten Paarungsakt zurück. In der Zwischenzeit streckt sich das wieder aktiv gewordene Männchen, die Laichkörner fallen zu Boden und werden dann von ihm aufgelesen. Interessanterweise sind die bei den ersten Laichakten erscheinenden Eier deutlich kleiner und auch durchsichtiger als die späteren. Die kleineren Eier werden gefressen und ermöglichen es dem Vater, die durch die Maulbrutpflege erzwungene Fastenzeit durchzustehen (Schmidt 1987).

Beim kleineren Maulbrüter *B. picta* hilft das Weibchen beim Sicherstellen des Laichs (Abb. 5). Sobald das Männchen seine Paarungs-Umklammerung lockert,

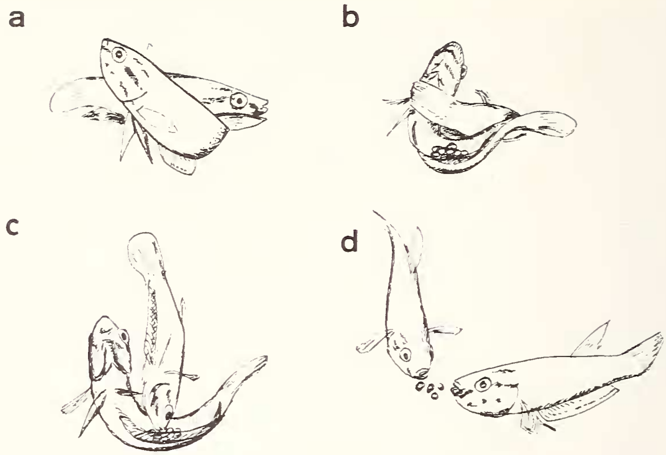


Abb. 5: Paarungsphasen beim Maulbrüter *Betta picta*.
a Nach einigen Umkreisungen schwimmt das Weibchen dem etwas größeren Männchen in die Flanke. Am Boden liegend umschließt das Männchen sein Weibchen.
b Direkt nach der Eiabgabe lockert das Männchen seine Umschlingung, bleibt aber weiterhin am Boden liegen. Der Laich liegt in seinem U-förmig gebogenen Körper wie in einer Schüssel.
c Während das Männchen in seiner Stellung verharrt, sammelt das Weibchen den Laich aus seiner Körperschüssel auf.
d Wenig später stellen sich die Partner Maul an Maul gegenüber. Das Weibchen spuckt den kurz vorher aufgesammelten Laich aus, das Männchen (rechts) schnappt ihn auf und behält ihn dann in seinem Kehlsack.

schwimmt das Weibchen heraus. Das Männchen verharrt aber noch weiterhin in einem starreähnlichen Zustand. Bei den schaumnestbauenden Bettas bleibt dagegen das Weibchen weitaus länger in der Paarungsstarre. Das aktiv gewordene *picta*-Weibchen sammelt nun die Laichkörner vom Körper des Männchens auf. Anschließend stellen sich die beiden Partner gegenüber auf. Dann spuckt das Weibchen die Eier einzeln oder in kleinen Gruppen dem Männchen zu, welches dann versucht, den Laich zu erschnappen. Diese Übung ist oft recht langwierig und zweifellos im Hinblick auf Laichräuber und Freßfeinde nicht ungefährlich.

Auch bei *picta* zeigt sich, daß das Männchen nicht alle Eier wirklich unterbringen kann. Nach Beendigung der Eiübergabe hat der Vater nicht nur einen prallgefüllten Kehlsack, sondern auch einen gefüllten Bauch (Vierke 1981 b). Die Sektion eines reifen Weibchens erbrachte 160 Eier. Eine derartig hohe Eizahl paßt nicht in den Kehlsack eines *picta*-Männchens. Allerdings ist gut vorstellbar, daß die Weibchen unter Freilandbedingungen kurz nacheinander mit mehreren Männchen ablaichen.

Möglicherweise handelt es sich ähnlich wie bei *unimaculata* bei der überhöhten Eizahl aber auch um den Teil einer Strategie. Gewiß überstehen die Väter die 9- bis 12tägige Fastenzeit bis zum Entlassen der Brut mit Nähreiern besser. *Picta*-Väter sollen auch ihre bereits entlassene Brut wieder zur Pflege aufnehmen, doch wurde das bisher nur in Ausnahmefällen beobachtet (Schmidt 1990).

Die vom Habitus ähnlichen *Betta taeniata* behalten ihre Brut deutlich länger im Maul. Das Ablaichen erfolgt ähnlich, jedoch ist die Übergabe des Laichs vom Weibchen zum Männchen weit perfektionierter (Vierke 1988d). Die Eier werden zwar auch zugespuckt, aber im Gegensatz zu *picta* ganz gezielt und auf allerkürzeste Entfernung (ca. 3 mm).

Im Hinblick auf die Eiübergabe gibt es noch eine weitergehende Entwicklung. Bei der hier nicht in Tabelle 2 aufgeführten Art *Betta macrostoma* erfolgt die Eiübergabe sogar direkt von Mund zu Mund. Hier dauert die Maulbrutpflege sogar 21 Tage, doch dienen auch bei dieser Art offenbar einige Eier als „Wegzehrung" für die maulbrütenden Männchen (Schulz 1985).

Die immer perfektioniertere Strategie bei den maulbrütenden *Betta*-Arten wird in Tabelle 2 durch die unterschiedlichen Eigrößen und Entwicklungszeiten deutlich. Auch die dort nicht angegebenen Durchschnittsgrößen (Gesamtlänge) der gerade freigelassenen Jungtiere unterstreichen diese Entwicklung: bei *unimaculata* messen sie 6 mm, bei *pugnax* 7 mm (6,7—7,3), bei *picta* (einer wesentlich kleineren Art!) 7 mm und bei *macrostoma* nach Schulz (1985) 7—9 mm.

Die Brutpflegestrategien

Oben hatte ich „Brutpflegestrategien im engeren Sinne" als evolutive Lösungen definiert, die die Überlebenschancen des einzelnen Nachkommen vergrößern. Hier sollen die wichtigsten der bei Belontiiden vorkommenden Strategien vorgestellt werden. Die Mehrzahl der Strategien wird innerhalb der Arten regelmäßig angewandt, wie Schaumnestbau, Maulbrüten, Klumpenbildung und manches andere. Einige Strategien sind aber keinesfalls regelmäßig zu beobachten, wie beispielsweise die erstmals von Kühme (1961) beschriebene Strategie des Jungeeinsammelns bei *Betta splendens* oder das von Schmidt (1990) beschriebene Wiederaufnehmen von Maulbrüterjungen bei *B. picta*. In den meisten Fällen ist es direkt einsichtig, inwiefern bestimmte Verhaltensweisen dem Schutz der Brut (z. B. vor dem Verdriften oder vor Freßfeinden) dienen.

1. Schaumnestbau an der Wasseroberfläche: Da Fische dieses Fortpflanzungstyps innerhalb der Belontiiden zu den Arten mit der größten Eizahl und den kleinsten Eiern gehören, kann man diese Strategie als weniger fortgeschritten betrachten. Jedoch ist der Schaumnestbau im Vergleich zu anderen Labyrinthfischen, die ihren Laich nicht betreuen (*Helostoma*, *Anabas*, viele *Ctenopoma*-Arten), durchaus eine Brutpflegestrategie im engeren Sinne.

Natürlich ist gerade in warmen Gewässern die Versorgung der Brut mit Sauerstoff wichtig (Roberts 1972). Man sieht das gut beim Knurrenden Gurami (*Trichopsis vittata*), der sein Schaumnest zunächst bevorzugt in einem Höhlenversteck anlegt, hier ablaicht und die Eier pflegt. Mit dem Schlüpfen der Brut werden die Larven jedoch in ein dann extra am Wasserspiegel errichtetes Schaumnest umquartiert. Offenbar benötigen die Larven mehr Sauerstoff für ihre Entwicklung als die Eier.

Andererseits wird aber gerade bei den Arten, deren Eier leichter als Wasser sind, klar, daß das Schaumnest in erster Linie die Funktion hat, den Laich zusammenzuhalten. Gleichzeitig dient das Schaumnest auch dazu, das Gelege an aus dem Wasser herausragenden Pflanzenteilen (z. B. Reispflanzen) zu verankern. Das gilt auch für

die Formen mit schwereren Eiern wie *Trichopsis* und *Betta*, für die das Schaumnest darüber hinaus eine Floßfunktion übernimmt. Andere verschiedentlich diskutierte Aufgaben der Schaumnester (antibakterielle Wirkung des Schaums, optisches Zentrum des Laichreviers) einschließlich der oben erwähnten Versorgung der Brut mit Sauerstoff, treten dagegen in den Hintergrund.

Auch unter den Schaumnestbauern gibt es deutliche Unterschiede in der Art und der Intensität der Brutbetreuung. Bei den Sinkei-Formen muß der Vater, oft zusammen mit der Mutter, dafür sorgen, daß die Laichkörner ins Nest gebracht und an die Schaumblasen geklebt werden. Bei den Schwimmei-Formen steigt der Laich von selbst nach oben in das Schaumnest. Einige Arten (z. B. *Colisa labiosa*) lassen es dabei bewenden, andere (z. B. der Zwergfadenfisch *Colisa lalia*) sammeln abgedriftete Laichkörner einzeln wieder ein. Diese Unterschiede im Verhalten erklären sich leicht durch den verschiedenen Bau des Nestes. *C. labiosa* hat, wie auch *fasciata* und verschiedene andere Labyrinthfische, ein nur aus wenigen Schaumlagen bestehendes, sehr lockeres Schaumnest, das jedoch eine weite Fläche am Wasserspiegel einnimmt. Daher landen alle der nach dem Laichen nach oben schwebenden Eier im Nestbereich. Der Durchmesser des mit Pflanzen durchsetzten und sehr kompakten Nestes des *C. lalia* ist dagegen selten größer als 6 cm. Hier ist es notwendig, einen großen Teil des Laichs einzusammeln, wenn er im Nest zusammengehalten werden soll.

Die kleinen, oft glasklaren Eier sind zwischen den Schaumblasen nur schwer zu finden. Daher bedienen sich einige Arten einer besonderen Zusatz-Strategie, die ich als „Laichspucken" bezeichnet habe (Vierke 1973). Die Männchen stellen sich nach dem Ablaichen an den Wasserspiegel und spucken Wassertropfen in die Luft. Die ins Schaumnest gefallenen Spucktropfen reißen die zwischen den Blasen enthaltenen Eier in tiefere Wasserschichten, wo sie durch ihre Bewegung jetzt leichter aufgefunden und eingesammelt werden können. Man sieht dieses keinesfalls immer auftretende Verhalten besonders bei *Colisa chuna*, *Trichogaster trichopterus* und *Macropodus opercularis*.

Unter den Schaumnestbauern gibt es zwei Arten (*Colisa lalia* und *Trichogaster microlepis*), die ihr Schaumnest regelmäßig mit Pflanzenteilen ausbauen. Das Pflanzenmaterial gibt dem Nest nicht nur zusätzliche Festigkeit, sondern dient als „Infusorienbrutkasten" zusätzlich auch der Bereitstellung von Nahrung für die Brut gleich nach dem Selbständigwerden.

2. Versteckbrüten: Einige Arten pflegen Laich und Larven ausschließlich oder bevorzugt in Höhlen. Es sind ausnahmslos Formen mit Sinkeiern. Sie legen unter dem Höhlendach vollständige oder auch nur rudimentäre Schaumnester an. Die Eier und die Larven werden vorzugsweise an diesen Blasen angeheftet, seltener auch an Festsubstraten. In der Natur befinden sich diese Höhlen wahrscheinlich vorwiegend unter Baumwurzeln, unter Blättern und in dichten Pflanzenbüscheln, im Aquarium werden gern auch Steinhöhlen angenommen.

Es gibt Arten und Gattungen, die ihre Nester allem Anschein nach immer in Höhlen oder unter Blättern anlegen (*Parosphromenus*-Arten) und andere, die auch an der Oberfläche Schaumnester bauen, wenn keine Höhlen zur Verfügung stehen (*Pseudosphromenus*-Arten). Dem Freilandbeobachter sind die versteckt angelegten Nester weit weniger offensichtlich als die Schwimmnester. Daher werden sie leicht übersehen (Padmanabhan 1955).



Abb. 6: Ein *Colisa lalia* Paar unter dem Schaumnest bei der Paarung. Links unter dem Schwanz des Weibchens ist ein Pulk Eier zu erkennen, der jetzt nach oben unter das Nest schweben wird.

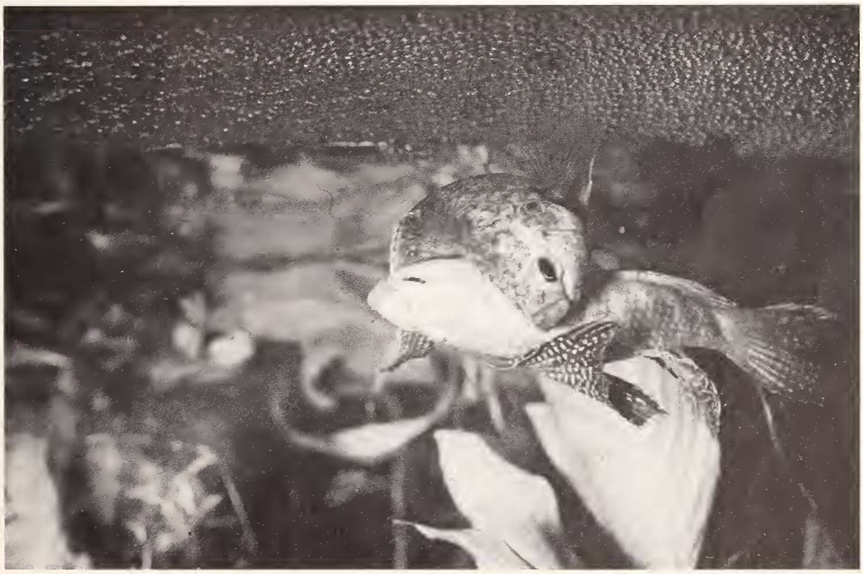


Abb. 7: Ein *Macropodus opercularis* Paar unter seinem weitflächigen Schaumnest beim Ablaichen.

Der Knurrende Gurami (*Trichopsis vittata*) laicht, wenn immer möglich, in Höhlen ab, pflegt dort auch den Laich, zieht dann aber mit den geschlüpften Larven zu einem am Wasserspiegel errichteten Schaumnest um.

3. Klumpenbildung: Arten aus verschiedenen Familien (*Macropodus ocellatus*, *Belontia signata*, *Colisa chuna*, *Betta bellica*, *Trichopsis pumila*) lassen bald nach dem Ablaichen ihr oft schon von vornherein unvollständiges Schaumnest zerfallen. Der Laich wird dann zu kompakten Haufen zusammengetragen. Die vom Speichelsekret umhüllten Eier kleben aneinander, müssen aber im Hinblick auf den notwendigen Gasaustausch ständig umgeschichtet werden. Diese Strategie erfordert permanenten Einsatz des Vaters. Sie hat sich sowohl bei Formen mit Schwimmeiern verwirklicht als auch bei Sinkei-Formen. Bei der letzteren Gruppe befinden sich allerdings immer noch einige Schaumblasen zwischen den Eiern (Floßfunktion). Die Klumpenbildung hat den Vorteil, daß so untergebrachter Laich besser versteckt und verteidigt werden kann (Vierke 1987a, 1989a).

4. Laichpakete: Fast alle Labyrinthfische geben Laichkörner ab, die sofort auseinanderfallen. Die *Trichopsis*-Arten geben ihren Laich dagegen als verklebten Klumpen ab. Beim Ablaichen wird er regelrecht aus der weiblichen Genitalöffnung herausgeschossen. Innerhalb von Sekundenbruchteilen schnappt das darauf schon wartende Männchen das gesamte Laichpaket und bringt es dann ins Nest (Vierke 1983). Daher werden sehr kurze Paarungszeiten möglich. Bei *T. pumila* dauert die Paarung vom Beginn der Umschlingung bis zur Aufnahme des Laichs im Mittel nur 2 Sekunden. Hierdurch wird es auch möglich, daß die Paarung nicht in unmittelbarer Nestnähe erfolgen muß. Das Nest kann daher in kleinsten Pflanzenbüscheln versteckt werden, unter denen eine Paarung nicht stattfinden könnte.



Abb. 8: *Trichopsis vittata* Männchen nehmen das gerade erschienene Laichpaket mit einer einzigen Schnappbewegung auf.



Abb. 9: Nach dem Ablaichen verharrt das *Parosphromenus filamentosus* Männchen frei im Wasser schwebend. In seiner U-förmigen Körperhöhlung sind gut die weißen Laichkörner zu erkennen, die gerade von dem Weibchen aufgenommen werden.

5. Schüssel- und Taschenbildung: Direkt nach der Eiabgabe wird der Laich am Körper des einen Elternteils zurückgehalten. Der andere Elter sammelt die Eier vom Körper des Partners ab. Schüsselbildung findet man bei *Parosphromenus*-Arten und den meisten maulbrütenden Bettas (Abb. 5 und 9), die Taschenbildung als konvergente Bildung bei *Betta bellica.* Im ersten Fall sammeln die Weibchen die Eier aus der vom Körper des Männchens gebildeten Schüssel ab (Abb. 9), im zweiten Fall nimmt das Männchen den Laich aus der Flossentasche seines Weibchens auf (Vierke 1987a, 1989a).

6. Maulbrüten: Im Gegensatz zu Cichliden, bei denen Maulbrüten vor allem bei Bewohnern von Stillwassergebieten vorkommt (Roberts 1972), findet man unter den Belontiiden Maulbrüter ganz vorwiegend in langsam oder auch stärker strömenden Gewässern. Die Schaumnestbauer dagegen sind eher in stehenden Gewässern anzutreffen (Vierke 1986a). Das trifft besonders für die Schaumnestbauer zu, die ihre Nester direkt am Wasserspiegel anlegen. Versteckbrüter wie die Prachtzwergguramis (*Parospromenus*-Arten) findet man mit ihren mehr oder weniger rudimentären Schaumnestern oft auch in langsam fließenden Gewässern.

Ohne Zweifel ist Maulbrüten im Bereich der Labyrinthfische nicht nur eine Anpassung an Freßfeinde, sondern ebenso eine Anpassung, die dem Abtreiben des Laichs vorbeugt. Das ist bei den Cichliden, die ihren Laich an Substrate ankleben können, nicht erforderlich.

Unabhängig von der Gattung *Betta* tritt Maulbrüten innerhalb der Belontiiden auch in den Gattungen *Sphaerichthys* und *Ctenops* auf, möglicherweise auch bei *Parasphaerichthys.* Hierbei handelt es sich um konvergente Bildungen, teilweise vielleicht um parallele Evolution im Sinne von Mayr (1975).



Abb. 10: Ein *Belontia signata* Männchen entläßt gerade einen gewaltigen Laichklumpen aus seinem Maul am Standort des ehemaligen Nestes. Vorher hatte es nach einer Störung das Gelege aufgeschnappt und sich mit ihm minutenlang in Bodennähe versteckt gehalten.

Als Ausnahme unter den sonst durch Vaterfamilien gekennzeichneten Labyrinthfischen tragen beim Schokoladengurami *Sphaerichthys osphromenoides* Canestrini, 1860 die Weibchen die Brut als Maulbrüter aus (Godfrey 1976). Das ist auch deswegen bemerkenswert, weil Foersch (1979) vom nahe verwandten *Sphaerichthys acrostoma* Vierke, 1979 vermeldet, der Vater sei maulbrütend.

Ansätze zur Maulbrutpflege kann man bei verschiedenen Arten beobachten. So beobachtete ich bei einem durch Photoblitze beunruhigten *Belontia signata*-Vater, daß er seinen an der Wasseroberfläche zusammengetragenen Laichklumpen mit wenigen Schnappbewegungen im Maul verstaute und sich mit ihm für einige Minuten hinter einen Stein in Bodennähe zurückzog. Danach entließ er die Eier wieder am alten Platz (Vierke 1976).

7. Weibchen als Ersatzbrutpfleger: Abgesehen von den Schokoladenguramis ist innerhalb der brutpflegenden Labyrinthfische die Vaterfamilie üblich. Die Laich- und Larvenbetreuung ist Aufgabe des Männchens. Es erstaunt im Vergleich zu den Cichliden, daß die Labyrinthfischeltern (mit der bemerkenswerten Ausnahme von *Belontia signata*) die Brut nicht gemeinsam verteidigen. Das hängt damit zusammen, daß junge Labyrinthfische keinen Schwarmzusammenhalt kennen, daß sie also nicht, wie bei den meisten Cichliden üblich, geführt werden können. Offenbar wäre aber erst in diesem Stadium der zweite Elter wirklich gefordert. Zumindest zeigen viele Buntbarsche, daß die Pflege der Eier und der noch schwimmunfähigen Larven aus-



Abb. 11: *Pseudosphromenus dayi* Paar am Nest, das hier unter einem Pflanzenblatt angelegt wurde. Das Bild demonstriert drei Strategien: Versteckbrüten mit reduziertem Schaumnest, Eiklumpenbildung, Weibchen (unten) als Ersatzbrutpfleger.

gezeichnet allein von einem Elternteil (hier der Mutter) übernommen werden kann, daß der andere dann aber beim Führen der Brut gebraucht wird (Beispiel: verschiedene *Pelvicachromis*- und *Apistogramma*-Arten).

Immerhin halten sich bei den oben als Beispiel genannten Zwergcichliden die Väter in der Nähe auf und sind bereit, das Revier ihres Weibchens mit der Brut zu verteidigen. Entsprechendes kann man bei einigen Belontiiden beobachten, vor allem bei *Betta splendens*. Hier kann man in großen Aquarien durchaus beobachten, daß die Weibchen sich gelegentlich an der Mitverteidigung des Reviers beteiligen. Offenbar stehen sie aber auch als Ersatz-Brutpfleger bereit. Wenn man im Experiment bald nach dem Ende des Ablaichens das Männchen herausfängt, ist das Weibchen willens und in der Lage, alle Brutpflegemaßnahmen zu übernehmen, die sonst der Vater allein vorgenommen hätte (Vierke 1972a).

Weibchen als Ersatzbrutpfleger gibt es auch bei anderen (allen?) Sinkeiformen, doch auch beim Schwimmeiproduzenten *M. opercularis* (Paepke 1969). *Colisa lalia*-Weibchen jedoch fressen ihr Gelege regelmäßig, wenn sie nicht von ihren Männchen daran gehindert werden.

8. Versorgung der schon freischwimmenden Brut: Viele Labyrinthfische stellen ihrer freischwimmenden Brut nach. Bei einigen Arten (z. B. bei *Trichogaster*

trichopterus und bei den Prachtzwerggurамis *Parosphromenus*) haben die Altfische jedoch ihrer Brut gegenüber eine mehr oder weniger stark ausgebildete Freßhemmung. Zumindest im Aquarium zeigt es sich, daß auch schon die seit langer Zeit freischwimmende Brut von keinem der Eltern verfolgt wird, obwohl sie von der Größe her freßtauglich wäre (Vierke 1974). Inwieweit diese Beobachtungen für das Freiland zu verallgemeinern sind, bleibt offen.

Wenn ein oder beide Eltern ihr Revier auch nach dem Freischwimmen der Brut verteidigen und die Jungen im Revierbereich verbleiben, werden die Jungen noch indirekt von den Eltern geschützt. Bei *Belontia signata* beobachtet man, daß sich beide Eltern auf diese Weise an der Sicherung der Brut in den ersten Lebenswochen beteiligen (Benl & Terofal 1975).

Junge *Parosphromenus deissneri* kehren auch viele Tage nach dem Freischwimmen in ihre vom Vater weiterhin bewohnte und gegen andere Tiere verteidigte Bruthöhle zurück (Vierke 1990). Ansonsten ist ein Versorgen der Jungen wegen ihres fehlenden Schwarmzusammenhalts schwierig. *Betta splendens* Väter sammeln ihre schon freischwimmende Brut mit Hilfe von Vibrationssignalen ein, die die Kleinen anlocken (Kühme 1961). Dieses Verhalten kann jedoch nicht regelmäßig beobachtet werden. Ich konnte zeigen, daß es auch bei *splendens*-Müttern auftreten kann, wenn sie als Ersatzbrutpfleger wirken (Vierke 1972a).

Von *Betta picta* wird berichtet, daß dieser Maulbrüter seine Brut auch nach dem Entlassen wieder im Maul aufnimmt (Schmidt 1990). Dieses bei den maulbrütenden Buntbarschen übliche Verhalten ist bei den Belontiiden sonst unbekannt.

9. Größere Weibchen: Bei fast allen Belontiiden sind die Männchen mehr oder weniger deutlich größer als die Weibchen. Das hängt zweifellos mit ihrer Aufgabe als Revierbesitzer und Brutpfleger zusammen. Bezeichnenderweise ist es bei den Zwergformen genau umgekehrt. Sehr kleine Weibchen sind offensichtlich stark benachteiligt, da sie zu wenig Laich produzieren können. Man trifft diese Verhältnisse bei den Prachtzwerggurамis *Parosphromenus* an (nicht beim nahe verwandten, aber etwas größer werdenden *Malpulutta*), beim Knurrenden Zwerggurami *Trichopsis pumila* (nicht beim größeren *Trichopsis vittata*) und beim kleinen Honigfadenfisch *Colisa chuna* (nicht bei den anderen, größer werdenden *Colisa*-Arten).

Diskussion

Es ist leicht zu erkennen, daß kaum eine der diskutierten Arten nur einer einzigen Brutpflegestrategie folgt. Der Knurrende Zwerggurami *Trichopsis pumila* verfolgt 4 der oben vorgestellten 9 Strategien: Versteckbrüten, Klumpenbildung, Laichpakete, größere Weibchen. Beim Siamesischen Kampffisch *Betta splendens* lassen sich 3 Strategien zeigen: Schaumnestbau an der Wasseroberfläche, Weibchen als Ersatzbrutpfleger, Versorgung der schon freischwimmenden Brut. Weitere Beispiele lassen sich unschwer finden. Es ist üblich, daß sich verschiedene Brutpflegestrategien kombinieren. Letztlich wird damit der Erfolg vergrößert.

Es fällt auf, daß viele gleichartige Strategien in verschiedenen Gattungen auftauchen. Beispielsweise findet man Klumpenbildung beim Schwimmei-Produzenten *Belontia*, beim Sinkei-Produzenten *Trichopsis*, aber auch bei einzelnen Vertretern aus den Gattungen *Colisa*, *Macropodus* und *Betta*.

Zweifellos wurden diese Verhaltensweisen unabhängig voneinander erworben. Ich deute sie als Konvergenzen. Entsprechendes gilt für das gleichzeitige Auftreten in verschiedenen Gattungen vom Versteckbrüten, Maulbrüten und vielleicht selbst beim Schaumnestbau, wenn man dort Schwimmei- und Sinkeiformen gegenüberstellt.

Innerhalb der Gattung *Betta* dürfte es in der Praxis nicht einfach sein, beim Maulbrüten parallele Evolution im Sinne von Mayr 1975, S. 185, („Ähnlichkeiten, die auf den gemeinsamen Besitz unabhängig erworbener phänotypischer Eigenschaften beruhen, die aber von einem gemeinsamen Genotypus hervorgebracht sind, welcher von einem gemeinsamen Vorfahren herrührt") von typischen Konvergenzen abzugrenzen. Welche von beiden Möglichkeiten zutreffen könnte, soll hier nicht im einzelnen diskutiert werden, wenn ich von „konvergenten Trends" schreibe. Wenn jedoch innerhalb eines nahen Verwandtschaftskreises ein Merkmal so häufig entsteht wie das Maulbrüten in der Gattung *Betta* (Kampffische), darf man vermuten, daß es sich um parallele Evolution im Sinne von Mayr handelt, nicht um Konvergenz im eigentlichen Sinne (Abb. 4).

Bei den maulbrütenden Kampffischen zeigt sich eine Tendenz hin zum schnellen Sicherstellen des Laichs im Maul. Bei der hier am wenigsten fortgeschrittenen Art (*B. unimaculata*) muß das Männchen die Eier vom Boden auflesen, während das Weibchen zum Atmen an die Wasseroberfläche schwimmt. Der Laich ist eine vergleichsweise lange Zeit weniger gesichert als bei fortgeschritteneren Arten. Dort schnappt das Weibchen die Eier sofort nach der Ablage aus der Körperhöhle des Männchens auf und übergibt sie dann seinem Männchen. Die Eiübergabe gleicht bei



Abb. 12: Eiübergabe beim Maulbrüter *Betta edithae*. Gerade hat das kleinere Weibchen dem Männchen ein Ei zugespuckt. Man beachte den bereits mit Laich gefüllten, stark ausgewölbten Kehlsack des Männchens (unten)!

B. picta, *climacura*, *edithae* und *pugnax* einem Wettkampf um das Erschnappen der vom Weibchen ausgespuckten Eier. Das Weibchen spuckt die Eier dem Männchen vor und versucht sie anschließend selbst wieder schnell aufzuschnappen. Es ist hier offensichtlich im Konflikt zwischen zwei gegeneinanderstehenden Drängen: dem Drang, die Eier im eigenen Maul unterzubringen steht der Drang gegenüber, die Eier an den Partner weiterzureichen.

Diesen Konflikt beobachtet man bei noch fortgeschritteneren Arten so nicht. Bei *B. taeniata* und *B. macrostoma* wird der Laich von Maul zu Maul weitergegeben, ohne daß es zum eigentlichen Vorspucken kommt. Zweifellos sind diese beiden *Betta*-Arten jedoch untereinander viel weniger verwandt als mit anderen, im Hinblick auf dieses Verhalten einfacheren Arten. Auch die Strategie des Maul-zu-Maul-Weitergebens der Eier hat sich also zweimal unabhängig entwickelt.

Betta foerschi zeigt sehr schön, wie man sich die Entstehung der Eierübergabe vom Weibchen zum Männchen vorstellen kann. Das Weibchen spuckt seinen eingesammelten Laich zum (bei *B. foerschi* schon nicht mehr vorhandenen) Schaumnest, das Männchen schnappt die herunterrieselnden Laichkörner auf. Aus der indirekten Laichübergabe der *B. foerschi* läßt sich zwanglos die Eiübergabe bei den entwickelteren Maulbrütern bis hin zur Maul-zu-Maul-Übergabe ableiten. Gleichzeitig wird hier deutlich, daß die maulbrütenden Kampffische von Schaumnestbauern abstammen.

Die Vielzahl konvergenter Entscheidungen bei den Brutpflegestrategien läßt es nicht zu, daraus direkt Stammbäume abzuleiten. Immerhin hilft die Gegenüberstellung und Reihung der Trends zu verstehen, wie solche teilweise sehr komplexen Verhaltensmuster entstanden sein könnten. Beim Maulbrüter *B. picta* addieren sich die Teilstrategien beispielsweise:

Bei der Paarung Schüsselbildung (U-Form) > Eiereinsammeln der Mutter > Übergabe des Laichs > Nähreier für den Vater > Junge nach dem Entlassen wieder aufnehmen.

Die hier gezeigte Aufeinanderfolge der Teilstrategien entspricht dem logischen Handlungsablauf bei der Paarung. Offenbar gibt es aber auch einen entsprechenden Bezug im evolutiven Werdegang: die letzten Strategien sind auch die jüngsten. Tabelle 3 zeigt, welche Strategien bei den maulbrütenden *Betta*-Arten beobachtet wurden.

Tabelle 3: Das Auftreten von Teilstrategien bei maulbrütenden *Betta*-Arten. (+) bedeutet, daß eine Verhaltensweise nur ausnahmsweise oder erst im Ansatz auftritt.

	foerschi	*unimaculata*	*pugnax*	*edithae*	*climacura*	*picta*	*taeniata*	*macrostoma*
Schüsselbildung	—	+	+	+	+	+	+	+
Mutter nimmt Laich und übergibt ihn	+	(+)	+	+	+	+	+	+
Mund-zu-Mund-Übergabe des Laichs	—	—	—	—	—	—	(+)	+
Nähreier für den Vater	—	+	—	—	—	+	—	—
Wiederaufnahme der Brut	—	—	—	—	—	(+)	—	—

Wenn man davon ausgeht, daß die ältesten Strategien auch am häufigsten vertreten sind, wird die obige Annahme bestätigt. Hinzukommt, daß der letztaufgeführte Punkt offenbar auch bei *picta* nur gelegentlich zu beobachten ist, daß es sich hier um eine Strategie in statu nascendi handelt.

Entsprechende Ansätze von Strategien sind auch bei anderen Arten zu finden. Ansätze zu der bei *B. bellica* beobachteten Taschenbildung gibt es beispielsweise bei *B. imbellis*, Ansätze zur Maulbrutpflege bei *Belontia signata* (Vierke 1976), *Betta splendens* (Vierke 1984c) und *B. tussyae* (Neugebauer 1990) und Ansätze zur Aufnahme der Eier direkt nach dem Ablaichen vom Weibchen bei *unimaculata* (Schmidt 1987).

Im letzten Fall beobachtete Schmidt bei einem körperlich behinderten Männchen, daß das Weibchen ihm beim Einsammeln der Eier half. Dieses Verhalten in einer Ausnahmesituation deutet Schmidt als rudimentäres Verhalten. Er leitet das Laichverhalten von *unimaculata* von hochentwickelten Maulbrütern (wie *B. pugnax*) her. Dagegen spricht nach meiner Überzeugung die vergleichsweise kleine Eigröße und die schnelle Entwicklung bei *unimaculata.* Dann müßte also eine Trendumkehr stattgefunden haben.

Auch wenn Schmidts Deutungsversuch isoliert betrachtet zu überzeugen scheint, führt er doch in eine Sackgasse. Dann läge eine derartige Überlegung bei allen anderen Ansätzen zur Maulbrutpflege (und zu anderen Brutpflegestrategien) ebenfalls nahe. Dann müßte man jedoch alle Anschauungen auf den Kopf stellen und davon ausgehen, daß die Belontiiden ursprünglich Maulbrüter gewesen seien. Dafür scheint mir jedoch, auch im Hinblick auf die vielen Schaumnestbauer, die es sowohl in den Sinkei-, als auch in den Schwimmeigruppen gibt, wenig zu sprechen.

Mit Abb. 13 stelle ich einen hypothetischen Stammbaum der Gattung *Betta* zur Diskussion, der mir aufgrund körperlicher und ethologischer Ähnlichkeiten am wahrscheinlichsten erscheint. Hier ist nicht der Ort, ihn in Einzelheiten zu diskutieren. Viele Fakten sind unter Kennern sicher unstrittig, wie beispielsweise die nahe Verwandtschaft von *B. splendens* und *B. imbellis* einerseits oder von *B. coccina*, *B. tussyae* und *B. persephone* andererseits, andere Beziehungen sind möglicherweise umstritten. Das Problem ist hier, daß viele Ähnlichkeiten nicht als Ausdruck einer nahen Verwandtschaft, sondern als Konvergenzen oder Parallelentwicklungen zu deuten sind (z. B. die Ähnlichkeit im Habitus von *B. bellica* und *B. smaragdina*).

Die eingezeichneten Pfeile geben an, wo das Maulbrüten erstmals entstanden sein könnte. Natürlich zeigen sie nur eine Möglichkeit von vielen, nach meiner Auffassung jedoch die wahrscheinlichste. Bei den zwei rezenten Arten ist die Lage der Pfeile sicher. Dagegen ist klar, daß der zu *B. foerschi* gehörende Pfeil in gewissen Grenzen willkürlich plaziert werden mußte: er muß irgendwo zwischen der Abzweigung zu den Nichtmaulbrütern und dem rezenten Maulbrüter *foerschi* liegen. Nebenbei: einige weniger bekannte Arten habe ich hier nicht eingezeichnet. Möglicherweise hat *B. foerschi* einen sehr nahen Verwandten (*B. strohi*), der nicht Maulbrüter ist.

Die Lage der Pfeile 4 und 5 beruht auf der Einschätzung, daß das Maulbrutverhalten der Arten aus den beiden Gruppen unabhängig voneinander entstanden ist. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß bereits die gemeinsamen Vorfahren dieser ausnahmslos maulbrütenden Gruppen schon Maulbrüter waren (unausgefüllter Pfeil 4/5).

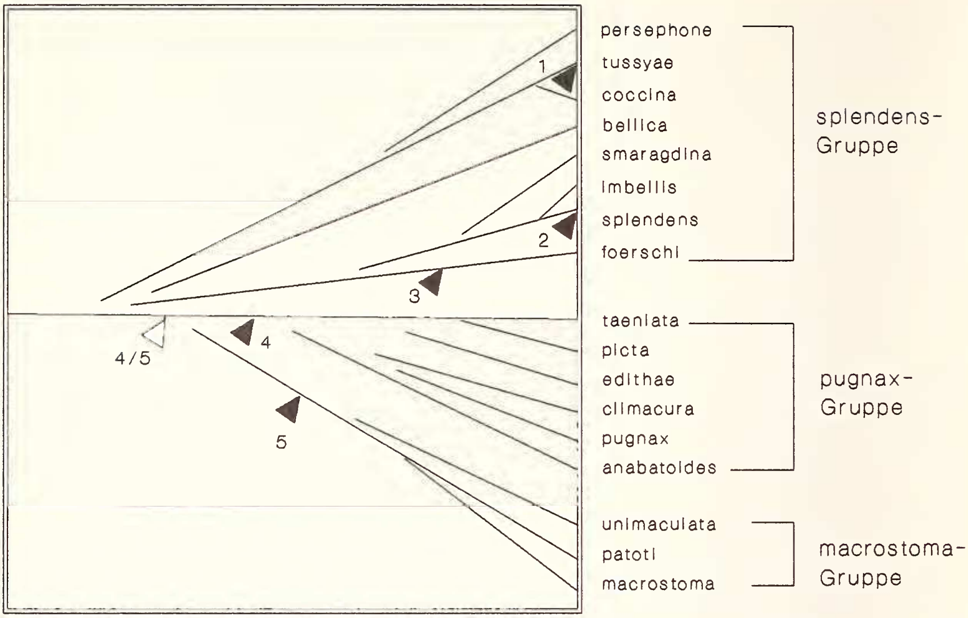


Abb. 13: Hypothetischer Stammbaum der Gattung *Betta*. Einige der weniger bekannten Arten wurden nicht berücksichtigt. Das Maulbrüten ist offenbar mehrmals entstanden (Pfeile). Darüber hinaus gibt es in der *splendens*-Gruppe rezent Ansätze zur Maulbrutpflege.

Es wurde schon der Versuch gemacht, die Gattung *Betta* in schaumnestbauende Formen und in Maulbrüter aufzuspalten (Richter 1981). Dieser Versuch wurde von vielen Spezialisten zurückgewiesen und hat sich nicht durchsetzen können. Auch ich halte die Gattung für monophyletisch und bin gegen das Splitten. Abgesehen von der Fragwürdigkeit des vorgeschlagenen Namens „Pseudobetta" (Nomenklaturregeln Anhang D, 13) kann eine Verhaltensweise (in diesem Fall Maulbrüten) im Hinblick auf die vielen Konvergenzen nicht alleinige Grundlage einer taxonomischen Entscheidung sein.

Andererseits zeigt sich aber immer deutlicher, daß die Gattung *Betta* in Artengruppen im Sinne von Mayr (1975) aufgeteilt werden sollte. Mayr versteht unter einer Artengruppe eine Gruppe von nahe verwandten und vermutlich auch jung evoluierten Arten. Mit Sicherheit kann man dann drei klare Gruppen unterscheiden, die ich nach ihren bekanntesten Vertretern benenne: die *splendens*-Gruppe, die *pugnax*-Gruppe und die *macrostoma*-Gruppe (Abb. 13).

Diese Gruppen sind nicht mit Richters Einteilung (1981) identisch! Die Abgrenzung der *pugnax*- von der *splendens*-Gruppe trennt nicht Maulbrüter von Schaumnestbauern! Schon bei der Beschreibung der Art war ich davon überzeugt, daß der sich später als Maulbrüter erweisende *Betta foerschi* eher zu den Schaumnestbauern zu stellen sei. Hierfür sprach neben seinen typischen Farbmustern auf den Kiemendeckeln vor allem der im Vergleich zum Körper kleine Kopf. Das Verhältnis Kopflänge : Standardlänge liegt bei den Schaumnestbauern zwischen 3,5 und 5, bei den typischen Maulbrütern zwischen 3 und 3,3 (Vierke 1979a). Für *Betta foerschi*

erhielt ich Werte zwischen 3,45 und 3,8 (Vierke 1979b), also Hinweise auf einen Schaumnestbauer. Jetzt stellt sich auch im Fortpflanzungsverhalten die enge Beziehung zu den Schaumnestbauern heraus (vgl. oben!). Im Gegensatz zu allen anderen Maulbrütern und in Übereinstimmung mit den Schaumnestbauern haben wir bei *foerschi* eine Art, bei der nicht die „Schüssel-Strategie" (U-Form) vorliegt und bei der das Männchen vor dem Weibchen aus der Paarungsstarre „erwacht" und die Eier einsammelt. In diesem Punkt unterstützen die Verhaltensbeobachtungen die Auffassung, diesen Maulbrüter eher in die *splendens*-Gruppe zu stellen! Interessanterweise gibt es ja gerade in dieser Gruppe noch zwei weitere Arten, bei denen man zumindest Ansätze von Maulbrüten findet (vgl. Abb. 13). Hier zeigt sich, daß innerhalb einer engen Verwandtschaftsgruppe unabhängig voneinander dreimal Maulbrüten entstehen kann!

Der *macrostoma*-Gruppe gebührt eine Sonderstellung. Hier sind weniger Verhaltensmerkmale bei der Einrichtung dieser völlig auf Borneo begrenzten Artengruppe wichtig, sondern vorwiegend morphologische: alle Arten haben einen fast drehrunden Körper und eine besonders große Maulspalte. Auch sind sie auffallend langgestreckt, haben wenig oder keine Stachelstrahlen in den unpaaren Flossen und zeigen mehr Farben als die anderen Maulbrüter. Im Habitus erinnern sie an Schlangenkopffische (Channidae), deren Zugehörigkeit zu den Anabantoiden neuerdings wieder ernsthaft diskutiert wird (Roberts 1989, Ng & Lim 1990). Ich warne aber vor zu weit gehenden Schlüssen, denn auch hier liegen offensichtlich Konvergenzen vor. Der Bau der Narinen sowie der Rückenflossen belegen eine vergleichsweise weite phylogenetische Distanz zwischen den Channidae und den *Betta*-Arten einerseits, aber auch generell zwischen den Channidae und den Labyrinthfischen. Darüber hinaus zeigen Schlangenkopffische trotz vordergründiger Ähnlichkeiten im Laichverhalten charak-

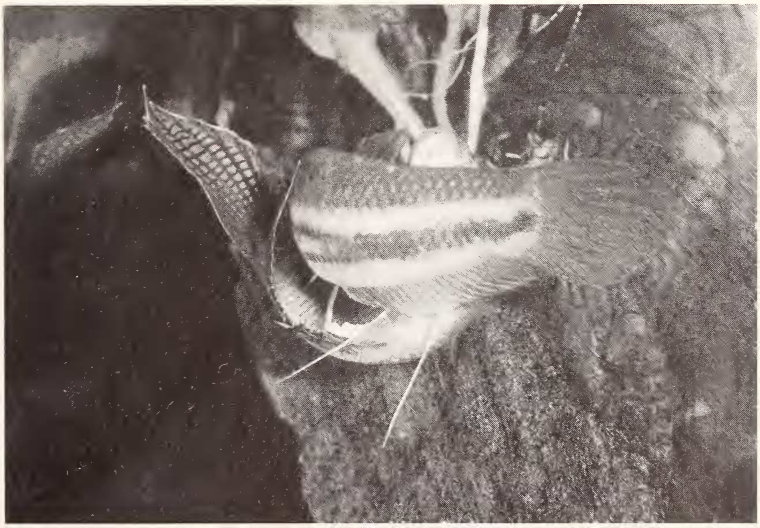


Abb. 14: Schüsselbildung beim Maulbrüter *Betta climacura*. Die weißen Eier sind am Boden der vom Männchen gebildeten Schüssel gut zu erkennen. Das Weibchen hat sich gerade aus der Umschlingung des Männchens gelöst und wird Sekunden später den Laich aufsammeln.

teristische Unterschiede (Vierke 1991) und, anders als alle Labyrinthfische, als Jungtiere ein typisches Schwarmverhalten.

Die Fortpflanzungsstrategie der „Schüsselbildung" tritt sowohl in der *pugnax*- als auch in der *macrostoma*-Gruppe auf. Bei der *splendens*-Gruppe findet man dagegen nicht einmal Ansätze davon. Andererseits zeigen Verwandte der Gattung *Betta*, die Gattungen *Malpulutta* und *Parosphromenus*, ebenfalls dieses Verhaltensmuster. Sollte es sein, daß diese Strategie nur einmal in der Evolution aufgetreten ist? Dann käme man um die Aufspaltung der *Betta*-Arten nicht herum, denn dann wären die *macrostoma*- und *pugnax*-Gruppen näher mit *Parosphromenus* und *Malpulutta* verwandt als mit der *splendens*-Gruppe. Sicher wären hier zur endgültigen Abklärung noch biochemische und vielleicht anatomische Untersuchungen hilfreich und wünschenswert. Derzeit scheint mir die Aufteilung in Artengruppen die praktikabelste Lösung zu sein. Im Hinblick auf die vielen Konvergenzen, die sich bei den anderen Laich- und Brutpflegestrategien aufweisen lassen, liegt die Annahme nahe, daß sich auch die „Schüssel-Strategie" zwei- oder sogar dreimal unabhängig voneinander ausgebildet hat.

Zusammenfassung

1. Es werden Brutpflegedaten von 27 asiatischen Labyrinthfischen aus der Familie Belontiidae vorgestellt und diskutiert.
2. Arten mit einer vergleichsweise geringen Eizahl haben größere Eier, die für die Entwicklung der Brut mehr Zeit benötigen.
3. Solche Arten haben Brutpflegestrategien entwickelt, die die Überlebenschancen des einzelnen Nachkommen vergrößern.
4. Die wichtigsten neun Brutpflegestrategien werden im einzelnen vorgestellt, dazu gehören einige ausgefallene Strategien, aber auch so bekannte wie Schaumnestbau und Maulbrüten.
5. Maulbrüten kommt besonders bei Belontiiden fließender Gewässer vor. Anders als bei den gemeinhin substratlaichenden Cichliden dient diese Strategie nicht nur dem Sicherstellen der Brut vor Freßfeinden; sie verhindert vor allem auch das Abdriften von Laich und Larven.
6. Viele gleichartige Strategien treten als konvergente Entwicklungen in verschiedenen Gattungen auf. Brutpflegestrategien sind zum Rekonstruieren von Abstammungsverhältnissen nur bedingt geeignet.
7. Verschiedene Brutpflegestrategien können sich kombinieren und damit den Erfolg vergrößern.
8. Oft sind Strategien erst in Ansätzen zu finden. Ansätze zum Maulbrüten treten unter nicht maulbrütenden Belontiiden-Arten mindestens dreimal unabhängig voneinander auf. Hier kann man studieren, wie Verhaltensweisen evolutiv entstehen.
9. Eine Aufteilung der Gattung *Betta* in mehrere Gattungen wird abgelehnt. Stattdessen wird eine Unterteilung in Artengruppen vorgeschlagen: die *splendens*-Gruppe, die *pugnax*-Gruppe und die *macrostoma*-Gruppe. Die beiden letztgenannten Gruppen enthalten nur Maulbrüter.
10. Zur *splendens*-Gruppe wird neben Schaumnestbauern auch die Art *Betta foerschi* als Maulbrüter gestellt. Daneben gibt es in der *splendens*-Gruppe noch zwei weitere Ansätze zum Maulbrüten.

Literatur

Benl, G. & F. Terofal (1974): Beiträge zur Kenntnis der Belontiinae. — Veröff. Zool. Staatssamml. München 17: 139—165.

Benl, G. & F. Terofal (1975): Beiträge zur Kenntnis der Belontiinae, Teil II. — Veröff. Zool. Staatssamml. München 18: 227—250.

Foersch, W. (1979): Spitzmäuliger Schokoladengurami, *Sphaerichthys acrostoma*, Beobachtungen im Biotop und im Aquarium. — Das Aquarium 13: 378—381.

Forselius, S. (1957): Studies of anabantid fishes, I—III. — Zool. Bidr. Uppsala: 93—597.

Godfrey, D. W. (1976): Ein Maulvoll Schokoladenguramis. — DATZ 29: 184—187, 231—233.

Keenleyside, M. H. A. (1979): Diversity and adaptation in fish behaviour. — Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Kühme, W. (1961): Verhaltensstudien am maulbrütenden (*Betta anabatoides* Bleeker) und am nestbauenden Kampffisch (*Betta splendens* Regan). — Z. Tierpsychol. 18: 33—55.

Liem, K. F. (1963): The comparative osteology and phylogeny of the Anabantoidei. — Illinois Biol. Monogr. 30: 1—149.

Mayr, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. — Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Meyer, G. (1985): Brutpflege. — Unterricht Biologie 9, Heft 102: 4—14.

Miller, R. J. & H. W. Robison (1974): Reproductive behavior and phylogeny in the genus *Trichogaster*. — Z. Tierpsychol. 34: 484—499.

Mörike, D. (1977): Vergleichende Untersuchungen zur Ethologie zweier Labyrinthfischarten, *Ctenopoma muriei* und *Ctenopoma damasi*. — Dissertation Universität Tübingen.

Neugebauer, N. (1990): Bemerkenswerte Beobachtungen bei der Zucht von *Betta tussyae*. — DATZ 43: 595—597.

Ng, P. K. L. & K. K. P. Lim (1990): Snakeheads: Natural history, biology and economic importance. — Essays in Zoology. National University of Singapore.

Padmanabhan, K. G. (1955): Breeding habits and early embryology of *Macropodus cupanus*. — Bull. Cent. Res. Inst., Univ. Travancore, ser. C: 1—46.

Paepke, H. J. (1969): Zur Beteiligung von Makropodenweibchen an der Brutpflege. — Aquar. u. Terrar.-Z. 16: 420—421.

Pfeiffer, P. (1973): Haltung und Zucht von *Belontia hasselti*. — Aquar. u. Terrar.-Z. 20: 102.

Richter, H. J. (1981): Ein besonderer Schritt, Einführung eines neuen Gattungsnamens für die maulbrütenden Kampffische. — Aquar. u. Terrar.-Z. 28: 272—275.

Richter, H. J. (1988): Gouramis and other anabantoids. — T. F. H. Publications. Neptune City, USA.

Roberts, T. R. (1972): Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 143: 117—147.

Roberts, T. R. (1989): The freshwater fishes of western Borneo. — Mem. Calif. Acad. Sci. 14: 1—210.

Schmidt, J. (1987): Vergleichende Analyse des Verhaltens der zwei maulbrütenden Kampffischarten *Betta pugnax* und *Betta unimaculata*. — Diplomarbeit Biologie der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster.

Schmidt, J. (1990): *Betta picta*. Interessante Beobachtungen bei maulbrütenden Kampffischen (1): — TI (Tetra Verlag), Heft 97: 12—16.

Schmidt, J. & H. Linke (1990): Foerschs Kampffisch ist ein Maulbrüter! — DATZ 43: 208—210.

Schulz, T. (1985): Gelungen — die Zucht des Bunten Kampffisches. — Aquarienmagazin 19: 264—269.

Verfürth, H. (1970): Zur Haltung, Pflege und Zucht von *Belontia hasselti*. — DATZ 23: 137—138.

Vierke, J. (1972a): Kampffische — ihr Laich- und Brutpflegeverhalten. — Aquarienmagazin 6: 346—351.

Vierke, J. (1972b): Honigfadenfisch *Colisa chuna*. — Das Aquarium 6: 824—828.

Vierke, J. (1973): Das Wasserspucken der Arten der Gattung *Colisa*. — Bonn. zool. Beitr. 24: 62—104.

Vierke, J. (1974): Beobachtungen an „wilden" Punktierten Fadenfischen. — Aquarienmagazin 8: 386—391.

Vierke, J. (1975): Beiträge zur Ethologie und Phylogenie der Familie Belontiidae. — Z. Tierpsychol. 38: 163—199.

Vierke, J. (1976): Ceylon-Makropoden (Labyrinthfische mit Elternfamilie). — Aquarienmagazin 10: 338—341.
Vierke, J. (1977): Das Ablaichverhalten von *Malpulutta kretseri*. — Aquarienmagazin 11: 504—508.
Vierke, J. (1979a): Zur Systematik maulbrütender Kampffisch-Arten. *Betta* spec. aff. *taeniata* (Mentaya) von Borneo. — Das Aquarium 13: 210—212.
Vierke, J. (1979b): *Betta anabatoides* und *Betta foerschi* spec. nov., zwei Kampffische aus Borneo. — Das Aquarium 13: 386—388.
Vierke, J. (1981b): Smaragdkampffische aus Thailand. — Aquarienmagazin 15: 310—315.
Vierke, J. (1981b): *Betta picta*, der Javanische Kampffisch. — Aquarienmagazin 15: 473—476.
Vierke, J. (1982a): Spawning *Betta pugnax*. — Trop. Fish Hobbyist 30 (9): 71—74.
Vierke, J. (1982b): Schön und pflegeleicht, Fadenprachtzwerg-Gurami, *Parosphromenus filamentosus*. — Aquarienmagazin 16: 300—305.
Vierke, J. (1983): Knurrende Zwergguramis — Fische mit ausgefallenem Geschlechtsunterschied. — Aquarienmagazin 17: 39—43.
Vierke, J. (1984a): Der Labyrinther mit dem Seidenglanz (Mondscheinfadenfisch). — Aquarienmagazin 18: 358—361.
Vierke, J. (1984b): Bekanntes und Neues über Schwarze Spitzschwanzmakropoden. — Aquarienmagazin 18: 417—419.
Vierke, J. (1984c): Wenig Bekanntes und Neues über Kampffische *Betta splendens*. Aquarienmagazin 18: 464—467.
Vierke, J. (1984d): Das Neueste aus China. Der Rundschwanzmakropode *Macropodus chinensis* hat besondere Qualitäten. — Das Aquarium 18: 506—510.
Vierke, J. (1985a): Aus Malaysia geholt und gezüchtet, der Kriegerische Kampffisch *Betta bellica*. — Aquarienmagazin 19: 87—92.
Vierke, J. (1985b): Rote Spitzschwanzmakropoden. Zur Systematik, Pflege und Zucht von *Pseudosphromenus dayi*. — Das Aquarium 19: 230—234.
Vierke, J. (1986a): Die ökologischen Ansprüche der Kampffische *Betta imbellis* und *Betta pugnax* auf der Malaiischen Halbinsel. — Bonn. zool. Beitr. 37: 131—141.
Vierke, J. (1986b): Labyrinthfische. Arten, Haltung, Zucht. — Franck-Verlag, Stuttgart.
Vierke, J. (1987a): Schaumnestbauer, die kein Schaumnest brauchen. Eiklumpenbildung — eine bisher nicht beachtete Fortpflanzungsstrategie bei Labyrinthfischen. — Aquarienmagazin 21: 99—104.
Vierke, J. (1987b): Eine besondere Kostbarkeit: Der Weinrote Kampffisch. — Aquarienmagazin 21: 226—230.
Vierke, J. (1987c): Breeding *Betta bellica*. — Trop. Fish Hobbyist 36 (Dec.): 10—15.
Vierke, J. (1988a): A Special Treasure: the Claret Betta (*B. coccina*). — Trop. Fish Hobbyist 37 (Nov.): 10—17.
Vierke, J. (1988b): Bettas, Gouramis and other Anabantoids. Labyrinthfishes of the World. — T. F. H. Publications. Neptune City, USA.
Vierke, J. (1988c): Nagys Prachtzwerggurami — *Parosphromenus nagyi*. — Das Aquarium 22: 72—75.
Vierke, J. (1988d): Haltung und Zucht des Gebänderten Kampffisches *Betta taeniata* Regan, 1910. — Das Aquarium 22: 640—644.
Vierke, J. (1989a): Bubblenesters that don't need a bubblenest. — Trop. Fish Hobbyist 38 (Feb.): 34—44.
Vierke, J. (1989b): Harveys Prachtzwerggurami. Ein neuer Labyrinther aus Malaysia. — Das Aquarium 23 (2): 73—76.
Vierke, J. (1990): Ein alter Unbekannter: Deissners Prachtzwerggurami. — Das Aquarium 24 (3): 16—18.
Vierke, J. (1991): Der Regenbogen-Channa. Haltung und Zucht von *Channa bleheri*. — Das Aquarium 25 (8): 15—19.

Dr. Jörg Vierke, Heinrich-Heine-Str. 15, D-2250 Husum.